Les aspects physiologiques d'une « vie cyclique de l'Anguille d'Europe »[1] Anguilla anguilla L.

Par M. Fontaine et O. Callamand.

Dans une communication présentée à la réunion des naturalistes du Muséum du 26 mars 1942, L. Roule a exposé sa plus récente conception d'une « vie cyclique de l'Anguille européenne ». Roule souligne que la vie de cette Anguille semble se dérouler autour de la mer des Sargasses, en un immense circuit fermé ayant deux pôles, l'un génétique centro-américain, l'autre trophique européen. En réalité, l'itinéraire de retour de l'Anguille argentée vers l'aire de ponte nous est actuellement inconnu, mais Roule juge probable qu'il s'effectue par les courants des Canaries et le courant équatorial nord. S'il en est bien ainsi, nous avons affaire effectivement à un véritable circuit fermé puisque les Leptocéphales sont, au moins en majorité, portés aux côtes européennes par les courants ou transgressions nord atlantiques.

A ce cycle géographique, nous apportons quelques éléments d'un cycle physiologique qui se révèle peu à peu à la suite des recherches que nous poursuivons sur cette question depuis de nombreuses années.

Nous avons, en effet, donné la démonstration expérimentale[2] que les jeunes Civelles sont attirées vers les eaux douces par un gradient de concentration saline moindre. Ce tropisme, que nous qualifions d'hydrotropisme, trouve sa justification biochimique dans le fait que, lors de la métamorphose du Leptocéphale en civelle, la jeune Anguille transparente se déshydrate considérablement. Le déséquilibre hydro-minéral de l'organisme — au bénéfice des sels — qui se produit alors, nous explique cette recherche par les Civelles d'un milieu faiblement minéralisé et, sans doute, le détermine. L'hydrotropisme rend compte du fait que l'Anguille se rapproche des côtes, qu'elle pénètre dans les estuaires et même qu'elle atteint les eaux douces. Il n'explique toutefois pas que certaines d'entre elles restent paisiblement dans les eaux côtières ou dans les estuaires alors que la plupart poursuivent leur route

1. Roule (L.). Remarques sur la vie cyclique de l'Anguille d'Europe (*Anguilla anguilla* L.). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, t. XIV, p. 167, 1942.
2. Fontaine (M.) et Callamand (O.), Sur l'hydrotropisme des Civelles, *Bull. Institut océanographique*, n° 811, 1941.

beaucoup plus avant à l'intérieur du continent, luttant avec une obstination farouche contre les courants et ceci, parfois, sur des centaines de kilomètres.

Pour interpréter ce long voyage à contre courant dans les bassins fluviaux, on a dit que la jeune Civelle présentait un rhéotropisme positif, fait évident, mais qui est seulement la constatation d'un comportement spécial. Les physiologistes doivent rechercher quel est le facteur ou quels sont les facteurs physiologiques qui déterminent ce tropisme. Nous pensons qu'il faut pour cela tenir le plus grand compte des travaux de Sklower [1], Von Hagen [2], François [3] montrant que, soit au moment de la métamorphose (Sklower), soit après la métamorphose, au moment du changement de milieu (Von Hagen), il se produit une phase d'hyperactivité thyroïdienne. On remarquera donc que, si ces divers auteurs constatent bien une phase d'activité thyroïdienne, ils ne la situent pas tous au même moment de l'évolution de la jeune Anguille et nous allons voir l'intérêt de ces divergences.

Nous pensons, en effet, que l'activité thyroïdienne peut être un des facteurs importants, sinon le facteur déterminant du rhéotropisme. On sait que chez les Vertébrés supérieurs, l'hyperactivité thyroïdienne s'accompagne souvent d'une combativité, d'un instinct de lutte dont le rhéotropisme positif ne serait qu'une manifestation chez les Poissons. Dans son ouvrage sur les Hormones [4], Collin oppose aux états dépressifs les hypersthénies qui caractérisent les hyperthyroïdiens et qui sont d'ailleurs, le plus souvent, la conséquence de l'hyperfonctionnement d'un ensemble de glandes dites dynamogènes (thyroïde, surrénales et gonades) fonctionnant synergiquement avec l'hypophyse.

« L'individu, écrit-il, semble posséder un surcroît d'énergie, il monte les pentes au lieu de les descendre et il franchit les obstacles qui peuvent se rencontrer sur son chemin. D'un côté, privation d'énergie, abandon, incapacité d'agir, de l'autre flambée, tendance à la conquête, besoin d'action ». On voit que cette description, pensée pour l'Homme, pourrait tout aussi bien s'appliquer à la Civelle qui, faisant preuve d'un ardent dynamisme, lutte frénétiquement pour remonter le cours des fleuves.

Quels sont les faits qui viennent étayer une telle hypothèse ? Tout d'abord la constatation que d'une manière générale « les pois-

1. Sklower A.), Die Bedentung der Schildrüse fur die Metamorphose des Aals und der Plattfische. *Forsch. U. Fortschr.*, 1930, t. 30, pp. 1345-1353.

2. Hagen (F. von), Die wichtigsten Endokrinen des Flussaals. *Zool. Iahrbucher* (Anat. u. Ontogenie der Tiere), 1936, t. 61, pp. 467-538.

3. François (Y.), Evolution de la thyroïde chez les Civelles. *C. R. Trav. Fac. Sc. Marseille*, 1941, t. I, n° 5, pp. 74-77.

4. Collin, Les Hormones, Albin Michel, Paris, 1938, p. 305.

sons seraient surtout rhéotropiques au moment du frai »[1], c'est-à-dire au moment où la thyroïde et les gonades, sous l'impulsion de l'hypophyse présentent un hyperfonctionnement.

D'autre part, HARMS [2] a montré que, chez certains *Gobius*, *Boleophtalmus* et *Périophtalmus*, l'apport d'hormone thyroïdienne combiné à un genre de vie spécial (maintien dans la terre humide) prédispose, entraîne même ces espèces à un genre de vie très éloignée de la vie aquatique. Or, tous les biologistes qui se sont intéressés aux migrations de Civelles insistent sur leur aptitude et leur tendance à s'évader provisoirement du milieu aquatique, ce qui explique que les jeunes Anguilles puissent s'introduire jusque dans des pièces d'eau n'ayant aucun déversoir.

Nous allons revenir, à propos de la seconde étape de la migration de l'Anguille, sur le mécanisme intime supposé de cette action de l'hormone thyroïdienne.

On pourrait donc expliquer le fait que certaines Civelles restent sur les côtes et que d'autres au contraire remontent très avant dans les fleuves en admettant des différences d'activité thyroïdienne, différences soit dans son intensité, soit dans sa durée, et qui expliqueraient les quelques divergences apparaissant à la lecture des travaux des divers auteurs précités.

Les difficultés actuelles ne nous ont pas permis de commencer l'étude statistique et géographique qui devra permettre de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse, mais ce que nous savons des différences d'activité thyroïdienne au sein des diverses espèces de Vertébrés est favorable à cette manière de voir. Aussi bien chez les Hommes que chez certain Poisson (Rouget) [3], on a décrit, chez les premiers, des types endocriniens, chez les seconds, des sous-espèces ou des variétés qui semblent bien n'être que « des variantes endocrines d'une même espèce » [4]. Aussi n'est-il nullement invraisemblable d'admettre qu'il puisse exister chez la Civelle divers types d'activité thyroïdienne avec tous les termes de passage entre ceux-ci. Ainsi s'expliquerait la répartition variée des jeunes Anguilles, leur échelonnement sur une vaste profondeur dans les bassins fluviaux du continent. D'ailleurs il faut noter que, selon BELLINI [5],

1. ROSE (M.), Les Tropismes, Presses Universitaires, Paris, 1929, p. 344.
2. HARMS (J.-W.), Die Realisation von Genen und die consecutive Adaptation IV Mitteilung experimental hervorgerufenen Medienwechsel : Wasser zu Feuchtluft, bzw zu Trockenluft bei Gobiiformen (Gobius, Boleophtalmus und Periophtalmus). *Z. f. wiss Zoologie*, CXLVI, p. 417, 1935.
3. REMOTTI (E.). Il problema sistematico del genere Mullus e i suoi aspetti endocrini. *Boll. Mus. e Lab. Zool. e Anat. comp. Univ. Genova*, 1933, XIII, n° 69.
4. FAGE (L.) et VEILLET (A.). Sur quelques problèmes biologiques liés à l'étude de la croissance des Poissons. *Rapports et Procès verbaux des Réunions du Conseil permanent international pour l'exploration de la Mer*, Vol. CVIII, p. 48, 1938.
5. BELLINI (A.). Expériences sur l'élevage de l'Anguille en stabulation à Comacchio, *Bull. Soc. Centr. Aquic. Peche*, Paris, 1907, t. XIX.

les Civelles atteignant le continent à Comacchio pourraient être réparties en 3 groupes d'après leur longueur : des Civelles de 56 à 61 millimètres, des Civelles de 63 à 73 millimètres et des Civelles de 78 à 84 millimètres. Bellini les ayant élevées séparément dans des bassins situés à l'intérieur d'un étang constate que les petites Civelles donnent uniquement des mâles, les Civelles moyennes ou grandes uniquement des femelles. La distinction de 3 groupes de Civelles et les conclusions qu'a tirées Bellini de cette expérience ont été vivement et justement critiquées, mais les faits demeurent. D'ailleurs les expériences poursuivies ultérieurement et en particulier, celles de Rodolico conduisent à cette notion que les petites Civelles inférieures à 60 millimètres donnent une majorité de mâles et que les grandes Civelles donnent une majorité de femelles. Or, on sait que l'hormone thyroïdienne est un facteur très important de la croissance et faisant abstraction provisoirement des autres facteurs, les mâles dont la croissance est plus lente [1], nous apparaissent ainsi comme des hypothyroïdiens par rapport aux femelles. Or précisément, la majorité des mâles se rencontre au voisinage des estuaires ce qui implique un rhéotropisme faiblement accusé, alors que la majorité des femelles, dont la croissance sera bien plus rapide, remonte très avant dans les fleuves ce qui implique un rhéotropisme beaucoup plus prononcé. Cette observation vient donc étayer l'hypothèse précédente qui relie le rhéotropisme à l'activité thyroïdienne [2].

En résumé la première étape des migrations de l'Anguille, étape qui la conduit de l'aire de ponte aux lieux de sa croissance somatique, nous apparaît comme comportant une phase passive (voyage transocéanique du Leptocéphale) suivie d'une phase active (hydrotropisme et rhéotropisme) conditionnée par une déshydratation de l'organisme et une hyperactivité thyroïdienne.

*
* *

Après plusieurs années de vie calme et sédentaire, la seconde étape commence par quelques modifications morphologiques de l'animal qui le conduisent à l'état d'Anguille argentée et par une activité qui se manifeste surtout par une tendance à s'évader

1. Il faut remarquer, en effet, que si les mâles adultes ont un poids, en général, très inférieur à celui des femelles, c'est non seulement parce que le début de la maturation des gonades commence plus tôt, mais aussi et surtout parce que leur croissance est plus lente.

2. Nous ne sousestimons cependant nullement les expériences de Tesch et Gandolfi Hornyold qui prouvent nettement qu'un important pourcentage de Civelles peut voir son sexe ultérieurement orienté soit dans le sens mâle, soit dans le sens femelle par les conditions du milieu. Nous avons d'ailleurs sur ce point des expériences en cours et reviendrons sur cet important problème du déterminisme du sexe.

du milieu aquatique. Comme nous l'avons montré [1] cet état correspond à une nouvelle phase d'activité thyroïdienne. Nous avons, de plus, constaté qu'à partir de ce moment l'Anguille se déminéralise [2] (chute de la chlorémie et de la teneur en sels des tissus) et que, pour un certain développement des organes génitaux, la teneur en eau du tissu musculaire qui jusque-là baissait avec la croissance, s'élève. Nous avons interprété ces faits de la façon suivante : tous les Poissons d'eau douce, pour lutter contre la déminéralisation inéluctable qui résulte de leur vie dans un milieu fortement hypotonique, peuvent utiliser deux mécanismes, l'alimentation et l'absorption de certains ions à partir de solutions très diluées par des cellules branchiales spéciales ; ces cellules étant capables d'absorber des chlorures, par exemple, contre les forces osmotiques et du milieu extérieur vers le milieu intérieur [3]. Or l'Anguille, de tous les poissons d'eau douce jusqu'à présent étudiés, est le seul qui ne possède pas les dites cellules et il dépend donc uniquement de son alimentation pour compenser les pertes continuelles de sels en eau douce. L'Anguille argentée qui ne s'alimente plus est, par suite, condamnée à une lente et progressive déminéralisation. D'autre part, l'utilisation des lipides au cours de ce jeûne physiologique et l'élévation consécutive du coefficient lipocytique [4] expliquent le relèvement de la teneur en eau du tissu musculaire à partir d'un certain développement génital.

Il est d'ailleurs probable que la déminéralisation de l'animal et le relèvement de la teneur en eau des tissus sont accélérés par l'activité thyroïdienne qui se manifeste au début de ces modifications biochimiques. En effet, Koch et Heuts [5] ont montré que l'administration par voie vuccale d'hormone thyroïdienne à l'Epinoche diminue notablement l'indépendance osmotique du poisson vis-à-vis des variations du milieu extérieur et ses capacités de maintenir fixe la concentration moléculaire de son milieu intérieur. Nous-mêmes avons observé des phénomènes analogues sur la Carpe par injection de la même hormone. Aussi supposons-nous que l'hyperactivité thyroïdienne accentue la déminéralisation du poisson dulcaquicole de même qu'en accélérant la combustion des lipides, elle contribue à l'élévation du coefficient lipocytique et à l'imbibition du tissu musculaire. Il est probable qu'elle intervient

1. Callamand (O.) et Fontaine (M.). L'activité thyroïdienne de l'Anguille au cours de son développement. *Arch. Zoo. Exp. et Gén.*, 1942, t. 82, pp. 129-136.

2. Callamand (O.) et Fontaine (M.). La chlorémie de l'Anguille femelle au cours de son développement. *C. R. Ac. Sc.*, 1940, t. 211, pp. 298-300.

3. Krogh (A.). Osmotic regulation of aquatic animals, Cambridge, 1939.

4. Callamand (O.). L'Anguille européenne (Anguilla anguilla L.) *Les bases physiologiques de sa migration.* Thèse Fac. Sc., Paris, 1943.

5. Koch (J.) et Heuts (M.-T.). Influence de l'homme thyroïdienne sur la régulation osmotique chez Gasterosteus aculeatus, forme *Gymnurus Cuv. Annales Soc. royale Zool. Belgique*, t. LXXIII, p. 165-1942.

de la même manière chez la Civelle au moment où celle-ci tente de s'évader du milieu aquatique. Mais pour l'une comme pour l'autre, cet état aérien ne peut être que transitoire et elles doivent retourner rapidement au milieu aquatique. La Civelle s'alimentant alors peut lutter contre la perte de sels, la flambée endocrinienne s'éteint et commence la vie sédentaire. Mais, l'Anguille argentée, ne s'alimentant pas, voit s'accentuer sa déminéralisation. Le dynamisme d'origine endocrinienne fait place à une asthénie consécutive à la déminéralisation. La preuve a été donnée d'une relation de cause à effet entre cette déminéralisation et l'asthénie qui l'accompagne. Il suffit en effet de transporter l'animal dans une solution saline équilibrée pour lui voir retrouver un comportement normal. Chez l'Anguille argentée maintenue en eau douce, cette asthénie est vraisemblablement le facteur déterminant de son avalaison, c'est-à-dire de sa descente à fil de courant vers les eaux marines. Quant aux données que nous possédons sur les conditions du voyage transocéanique de retour vers l'aire de ponte, elles sont bien trop rares et discutables pour que nous puissions tenter d'en étudier le mécanisme.

Mais dans cet essai, encore incomplet, d'interprétation des facteurs des migrations de l'Anguille européenne, nous constatons l'existence d'un cycle physiologique avec deux étapes symétriques de déséquilibre hydrominéral et d'hyperfonctionnement thyroïdien. Cette conception, sans doute trop simple, subira fatalement des modifications dans l'avenir, du fait que la nature est toujours plus complexe que le schéma construit par nous pour la comprendre. Il est vraisemblable notamment que la thyroïde intervient, non pas seule, mais au sein d'un complexe endocrinien qu'il faudra patiemment débrouiller. Quel que soit l'avenir qui lui sera réservé, nous espérons que cette théorie, basée sur quelques faits indiscutables marquera une étape utile et que nous souhaitons féconde dans l'évolution de nos connaissances sur le déterminisme des migrations de l'Anguille.

Le Gérant : Marc André.

ABBEVILLE. — IMPRIMERIE F. PAILLART (C. O. L. 31,0832). — 25-11-1943
Autorisation S. 4